第39卷 第5期
2022年9月

干 旱 区 研 究
ARID ZONE RESEARCH

Vol. 39 No. 5
Sep. 2022

尖喙牻牛儿苗春/秋萌植株及子代种子的生理生化特性

卡吾沙尔·库都斯[1,2]， 刘会良[1,3]， 张 岚[1,2]， 迪力夏旦木·塔什买买提[1,2]

（1. 中国科学院新疆生态与地理研究所荒漠与绿洲生态国家重点实验室，新疆 乌鲁木齐 830011；2. 中国科学院大学，北京 100049；3. 中国科学院新疆生态与地理研究所伊犁植物园，新疆 新源 835800）

摘 要： 以古尔班通古特沙漠具有春/秋萌现象的早春短命植物尖喙牻牛儿苗(*Erodium oxyrhinchum*)为材料，通过分析春/秋萌植株及子代种子的生物学和生理生化特性，重点探讨尖喙牻牛儿苗春/秋萌间的表型可塑性及繁殖策略差异。结果表明：(1) 冬季尖喙牻牛儿苗秋萌株通过脯氨酸和可溶性糖的积累来抵御胁迫伤害；(2) 胁迫环境中，春萌株主要依靠超氧化物歧化酶(SOD)和过氧化氢酶(CAT)清理活性氧(ROS)产生的毒害，而秋萌株主要依靠过氧化物酶(POD)和CAT清理毒害；(3) 抗性综合评价表明，秋萌株抗性大于春萌株；(4) 单株秋萌株种子数量超60粒，种子百粒重为0.323±0.0026 g；单株春萌株种子量在20粒左右，种子百粒重为0.376±0.0014 g；(5) 对春/秋萌株种子的各项指标进行相关性分析发现，在高低温胁迫下，种子4种内含物含量与抗氧化酶体系呈显著正相关。此外，春萌株种子的油菜素内酯(brassinosteroid, BR)含量与3种抗氧化酶呈显著负相关，而秋萌株种子BR含量与抗氧化酶呈显著正相关；(6) 种子性状网络关系分析表明，持续的高低温胁迫对尖喙牻牛儿苗种子网络复杂性产生影响，且春萌株种子网络复杂程度高于秋萌株种子；在胁迫环境下，春萌株种子各项生理生化指标间的相关性更强。总体而言，尖喙牻牛儿苗秋萌株具有更强的抗性，趋向产生多而小的种子，进而使子代具有更多的遗传多样性，提高物种对环境的适应能力；春萌株抗性较弱，产生数量少但质量大且稳定性强的种子，有助于幼苗在胁迫环境下的生存。这种灵活的适应策略体现了尖喙牻牛儿苗的表型可塑性及春/秋萌株间不同的生存繁殖策略。

关键词： 尖喙牻牛儿苗；异时萌发；生理生化特性；抗性；表型可塑性；繁殖策略

古尔班通古特沙漠位于亚欧大陆深处，是我国面积最大的固定、半固定沙漠，气候属于典型温带荒漠性气候，自然环境恶劣，易受人为或极端气候影响；但此荒漠区与其他荒漠地带相比，植物资源较为丰富，且具有特殊的植物类型——短命植物和类短命植物，是我国荒漠生态系统的重要组成部分[1]。短命植物是一类能在短时间内快速完成生命周期的草本植物，主要生长在干旱缺水的环境，能利用早春降水和融雪快速出土发育，并在夏季干热气候来临前完成生活周期[1]。通常它们在早春萌发，但在一些特定环境下，如一定时间内有充足水分时，短命植物也能迅速响应，具有种子异时萌发特性[2]。种子异时萌发是物种表型可塑性的一个重要性状，植物的表型可塑性是指相同基因型的同种植物在不同生存环境下展现出不同的表型特征，从形态、生理等方面展现，且可代际传递[3]。代间转移可塑性也称为母体环境效应(Maternal environmental effect)，即亲代植株可将环境信息及变化传递给子代，从而使子代表型发生可塑性变化[4-5]。植物母体环境效应可影响种子大小、萌发、生理等表型特征[5]。表型可塑性能直接反应植物对不同环境的适应能力，研究表型可塑性及适应特征对验证植物生态适应和进化理论具有重要意义[6]，能异时萌发的荒漠短命植物是研究表型可塑性的理想材料。

植物在生长过程中可能会经历不同类型且不同程度的环境胁迫，而植物对胁迫的适应能力可通过其生理生化指标来反应。渗透调节是植物抵御逆境的重要方式之一，在胁迫条件下，细胞可能会

收稿日期： 2022-01-22； **修订日期：** 2022-03-15
基金项目： 国家自然科学基金面上项目(31971428，32171513，32160526)；中国科学院青年创新促进会项目(2018477)
作者简介： 卡吾沙尔·库都斯(1993-)，女，硕士研究生，主要从事植物生理生态研究. E-mail: 452349097@qq.com
通讯作者： 刘会良. E-mail: liuhuiliang@ms.xjb.ac.cn

出现失水现象，植物会通过主动积累各种渗透调节物质来降低细胞渗透势，从而保持膨压并影响其他生理生化活动[7]；胁迫环境还会造成植物细胞正常代谢过程中过氧化氢(H_2O_2)等活性氧(ROS)分子的过度积累，ROS毒性较高，积累到一定量时会对细胞内蛋白质、糖类和遗传物质等产生毒害，也会引起细胞膜发生膜脂过氧化产生丙二醛(MDA)，从而抑制植物正常生长，因此植物在代谢过程中存在抗氧化防御机制，随时清除细胞内多余的ROS分子[8-9]；荒漠短命植物能够适应恶劣环境并生存下来的关键因素可能是其本身具有特殊的生理生化过程应对逆境胁迫。种子是植物延续后代的主要方式，其主要营养成分由糖类构成，而其所含脂类能保护细胞膜不受损伤，蛋白质则参与细胞构成[10]；植物激素脱落酸(abscisic acid，ABA)和赤霉素(gibberellin，GA)在种子休眠、萌发及幼苗的生长方面起着主要的调控作用，而生长素(auxin, IAA)不但参与调控植物的生长发育，还参与调控植物对外部环境的反应，油菜素内酯(brassinosteroid, BR)不仅可以控制植物温度和光形态的建成，提高抗逆性和促进细胞的伸长，还可以促进种子的萌发[11]。因此，种子中内含物、激素等成分能调控种子萌发及幼苗的生长。当前对短命植物种子的研究多集中在探究其形态生物学及萌发特性上[12-14]，而对其种子生理生化特性及其在不同环境下变化的相关研究报道较少。

古尔班通古特沙漠环境恶劣且贫瘠，短命植物却能利用有限的资源快速完成生活周期。此外，能异时萌发的短命植物，不同时节萌发的植株生长环境不同，所面临的胁迫存在一定差异，这能影响其生理生化特性等表型，并可能对后代产生影响。然而，关于异时萌发的短命植物及种子对逆境胁迫的生理生化响应机制及表型可塑性方面的探讨还鲜见报道。

尖喙牻牛儿苗(*Erodium oxyrhinchum*)是古尔班通古特沙漠常见的早春短命植物，且具有种子异时萌发特性，隶属牻牛儿苗科，牻牛儿苗属，是一年生草本植物，生于沙漠、干旱戈壁，在我国仅在新疆北部及喀什地区有分布[15]。尖喙牻牛儿苗防风固沙作用突出，对环境变化敏感，具有重要的生态生物学功能；春萌植株在每年的3—4月萌发，而秋萌株在9—10月出土，以不同生长期形态度过寒冬，越冬后的第二年3月返青继续生长，在初夏前后完成生活周期[16]。前人研究发现，秋季萌发的尖喙牻牛儿苗在各个生长阶段的叶片数量、单株冠幅、生物量、种子百粒重、根系菌根染菌率均高于春萌株，且差异显著[17-18]，但春/秋萌植株及种子间是否具有生理生化差异？繁殖策略有何异同等科学问题尚不明确。因此，为了更好地了解荒漠短命植物对环境的生理响应，本研究以尖喙牻牛儿苗为材料，通过分析其亲代植株和种子的形态特征及对胁迫的生理生化响应，解析尖喙牻牛儿苗表型可塑性与环境变化之间的关系，阐述尖喙牻牛儿苗在逆境中的生存和繁殖策略，以此丰富对短命植物抗逆境机制的认识，并为研究荒漠植被对逆境的响应与适应特征积累一定的理论依据。

1 研究区概况与方法

1.1 研究区概况

研究区位于准噶尔盆地腹地的古尔班通古特沙漠南缘，地理坐标为44°26′ N，87°54′ E，属于典型的温带大陆性干旱气候，夏季高温炎热，冬季漫长寒冷；该地区全年平均气温为6.6 ℃，年积温达3000~3500 ℃，年降水量70~150 mm，年潜在蒸发量可达2000 mm以上[18]。

1.2 研究方法

1.2.1 植株叶片的采集与生理生化指标检测　于2021年在古尔班通古特沙漠采集不同生长阶段的尖喙牻牛儿苗春/秋萌植株叶片，并用液氮处理带回实验室检测其生理生化指标。检测指标有：渗透调节物质含量(可溶性蛋白、脯氨酸和可溶性糖)、抗氧化酶活力(SOD、POD和CAT)、过氧化氢(H_2O_2)及丙二醛(MDA)含量。

春萌株生长阶段分为：子叶期(3月末)、展叶初期(4月初)、展叶期(4月末，早春降雪)、花期(5月初)、果期(5月中旬)、枯萎前(5月末)。

秋萌株生长阶段分为：子叶期(9月初)、展叶初期(9月末)、展叶期(10月中旬，积雪前)、展叶期(隔年4月初，积雪后)、展叶期(4月末，早春降雪)、花期(5月初)、果期(5月中旬)、枯萎前(5月末)。

渗透调节物质含量的测定[19]：脯氨酸(PRO)含量的测定采用酸性茚三酮比色法；可溶性糖含量的测定采用蒽酮比色法；采用BCA法测定可溶性蛋白

含量。

抗氧化酶活力的检测[19]:超氧化物歧化酶(SOD)活性采用WST-8法测定;过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法测定;过氧化氢酶(CAT)活力采用可见显色法测定。

过氧化氢和丙二醛的测定[19]:H_2O_2含量采用硫酸钛比色法测定;MDA含量采用硫代巴比妥酸法检测。

以上各生理生化指标均用相关测试试剂盒测定。

1.2.2 植株抗性综合评价　使用模糊隶属函数对尖喙牻牛儿苗春/秋萌植株的抗性进行综合评价,公式如下。

$$U_{(X_{ij})}=\frac{X_{ij}-X_{j\min}}{X_{j\max}-X_{j\min}},\quad (i,j=1,2,\cdots,n)$$

式中:X_{ij}为参试植物某一生理指标的测定值;$X_{j\max}$为该指标中的最大值;$X_{j\min}$为该指标中的最小值。先求出春/秋萌植株各个生理指标在不同生长阶段下的隶属值,然后把每一指标在不同生长阶段下的隶属值累加求平均值,最后再将每一植物各生理指标的隶属值累加,求其平均值。通过比较它们抗性隶属值的总平均值大小,确定春/秋萌株的抗性大小。

1.2.3 植株种子采集与生理生化指标测定　2020年秋季在野外试验样地对尖喙牻牛儿苗秋萌株进行标记,隔年春季标记春萌株,并于2021年5月分别采集春/秋萌植株样本及春/秋萌株的种子。对采集的繁殖期春/秋萌植株,分别测定其单株种子数量、繁殖生物量和种子生物量;对采集的春/秋萌株种子进行胁迫处理并测定其萌发率、百粒重、内含物、抗氧化酶体系及激素指标。

繁殖期植株体的测量:2021年5月中旬分别采集尖喙牻牛儿苗春/秋萌繁殖期的植株各12株,野外取样时随即测定种子数,然后将植株清洗干净,分出繁殖部分,按照春/秋萌分别装进信封,带回实验室并在105 ℃杀青30 min后,在70 ℃下烘干48 h,称量并记录其重量。

对种子的处理:根据野外样地附近气象站2018—2020年的地表温度的数据(表1),资料来源于中国气象数据网(www.http//data.cma.cn),对2021年5月底新采集的尖喙牻牛儿苗春/秋萌株成熟的种子分别置于如下2种处理下储藏(模拟野外种子埋藏环境),并分别测定萌发率、百粒重、内含物、生理指标及激素。胁迫温度处理流程如下:

处理一:29.5 ℃ 10 h→ 50 ℃ 2 h→29.5 ℃ 10 h→16.2 ℃ 2 h(全黑暗,循环30 d)

处理二:先29.5 ℃ 10 h→ 50 ℃ 2 h→29.5 ℃ 10 h→16.2 ℃ 2 h(全黑暗,循环30 d后)→−2.7 ℃ 10 h→1.8 ℃ 2 h→−2.7 ℃ 10 h→−5 ℃ 2 h(全黑暗,循环30 d)

种子百粒重的测定:对经过2种处理及对照组的尖喙牻牛儿苗春/秋萌株种子分别去除多余的杂质,使用Sartorius BS124S型(0.0001 g)电子天平进行称量。各设置5个重复,每个重复100粒种子。

种子内含物的测定[19]:对经过2种处理及对照组的尖喙牻牛儿苗春/秋萌株种子分别测定其种子可溶性糖、粗脂肪、可溶性蛋白、淀粉的含量。粗脂肪的测定采用索氏提取法,采用蒽酮比色法测定淀粉含量。

抗氧化酶体系的测定[19]:对经过2种处理及对照组的尖喙牻牛儿苗春/秋萌株种子分别测定其种子SOD、POD、CAT、MDA和H_2O_2的含量。。

激素的检测[19]:对经过2种处理及对照组的尖喙牻牛儿苗春/秋萌株种子分别测定其种子脱落酸(ABA)、赤霉素(GA_3)、生长素(IAA)和油菜素内酯(BR)的含量。对4种激素的检测都采用高效液相色谱法(HPLC)。

上述种子激素及生理生化指标由某公司检测。

种子萌发率的测定:分别对经过2种处理及对照组的尖喙牻牛儿苗春/秋萌植株的种子,设置自然萌发组(对照)和物理划破种皮组,放置于直径为9 cm的培养皿中,培养皿垫2层滤纸。每个处理设4组重复,每个培养皿中放25粒种子,把种子放置于

表1　2018—2020年不同月份地表气温均值

Tab. 1　Average surface air temperature in different months from 2018 to 2020

月份	日最高地表温度均值/℃	日最低地表温度均值/℃	日平均地表温度均值/℃
6、7、8、9	51.7	16.2	29.5
12、1、2、3	1.8	−5	−2.7

最适萌发温度的培养箱内(25 ℃/10 ℃,12 h光/12 h暗)。在种子萌发过程中,每天加入适量的蒸馏水。每天统计种子萌发数(以胚根伸出种皮2 mm为种子萌发的标志),持续7 d。

1.3 数据处理

数据统计分析及作图使用IBM SPSS Statistics 24和Origin 2021软件,利用单因素方差分析(One-Way ANOVA)对尖喙牻牛儿苗春/秋萌植株及种子的各项指标进行分析;用模糊隶属函数对春/秋萌植株的抗性进行综合评价;分析春/秋萌种子温度及各指标间的相关性,并用相关性热图表示;最后通过RStudio程序中psych和igraph包分析春/秋萌种子性状网络关系。

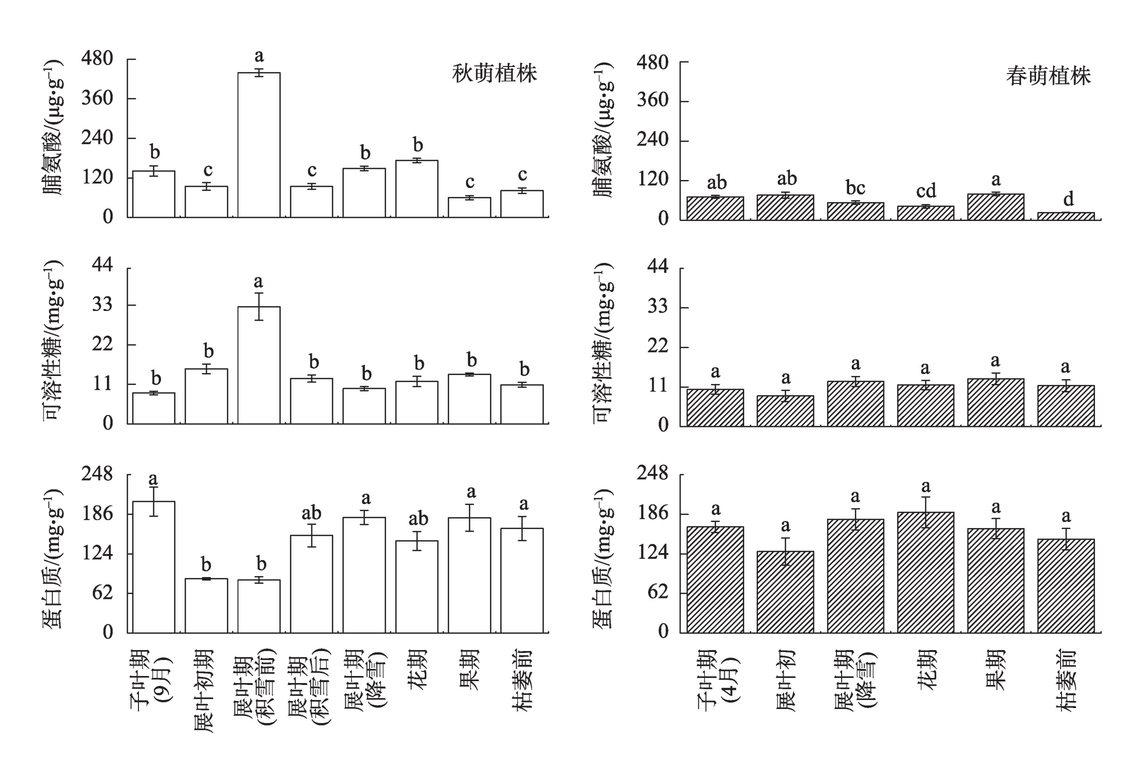
2 结果与分析

2.1 春/秋萌株生理生化指标

整体上看,展叶期(积雪前)的秋萌株各项生理生化指标与其他生长阶段相比存在较为显著的差异,而春萌株的各生理指标变化差异较小,此外,花期后春/秋萌株各项指标变化趋势较为一致。在积雪前,秋萌株的脯氨酸及可溶性糖含量显著增高,而可溶性蛋白含量显著降低,春季积雪后变化幅度较小;春萌株的渗透调节物含量变化基本处于较为平稳的状态(图1)。在进入冬季前随气温的降低,秋萌株叶片中的抗氧化酶POD和CAT活性显著增加而SOD活性则显著下降(图2),丙二醛及过氧化氢含量急剧上升(图3);在第二年开春后,秋萌株叶片中的POD、SOD及CAT保持较高活性,而丙二醛和过氧化氢含量维持较低水平(图3)。春萌株叶片中POD的活性从子叶期到枯萎前一直保持稳定水平且差异不显著,SOD活性呈先下降后上升的趋势,而CAT活性随株体生长发育呈增长趋势(图2),丙二醛和过氧化氢含量则一直呈较低水平(图3)。

2.2 春/秋萌株隶属函数值及综合抗性评价

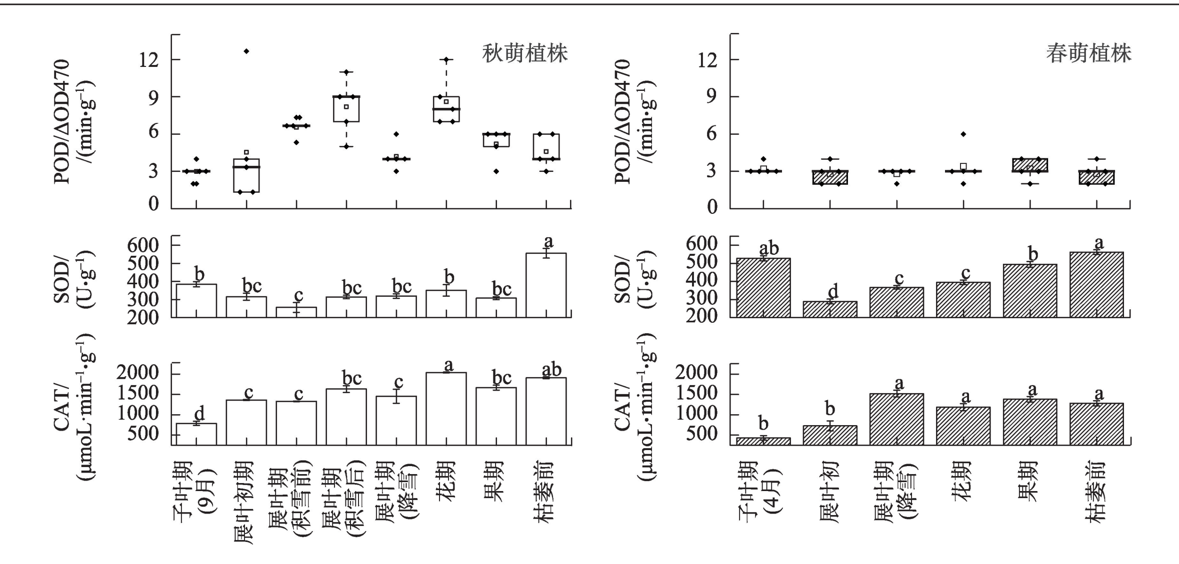
用模糊隶属函数法对尖喙牻牛儿苗春/秋萌株的可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸、POD、SOD、CAT、MDA及过氧化氢进行了综合评价,获得各自隶属函数总平均值(表2)。春萌株可溶性蛋白隶属值稍高于秋萌株,同时春萌株SOD隶属值也高于秋萌株,而其他指标的隶属值均为秋萌株高于春萌株。基于渗透调节物含量、抗氧化酶体系及丙二醛和过氧化氢含量的综合抗性评价上,秋萌株的综合隶属值



注:不同小写字母分别表示不同生长阶段春/秋萌株叶片渗透调节物含量差异显著(P<0.05)。

图1　不同生长阶段春/秋萌株叶片渗透调节物质含量的变化

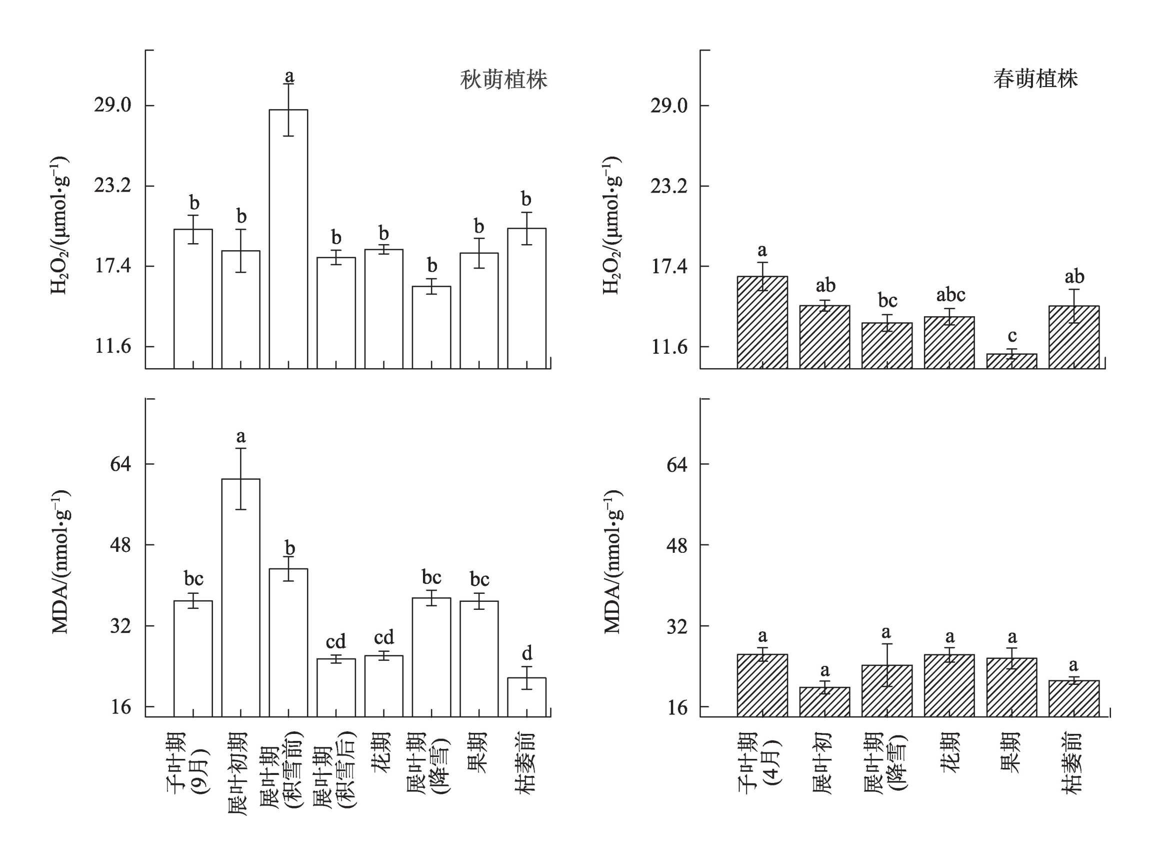
Fig. 1　Changes of osmotic substances content in leaves of spring/autumn germinated plants at different growth stages



注：不同小写字母分别表示不同生长阶段春/秋萌株叶片抗氧化酶活性差异显著(P<0.05)。

图2 不同生长阶段春/秋萌株叶片抗氧化酶生理指标活性的变化

Fig. 2 Changes of antioxidant enzyme physiological indexes in leaves of spring/autumn germinated plants at different growth stages



注：不同小写字母分别表示不同生长阶段春/秋萌株叶片过氧化氢和丙二醛含量差异显著(P<0.05)。

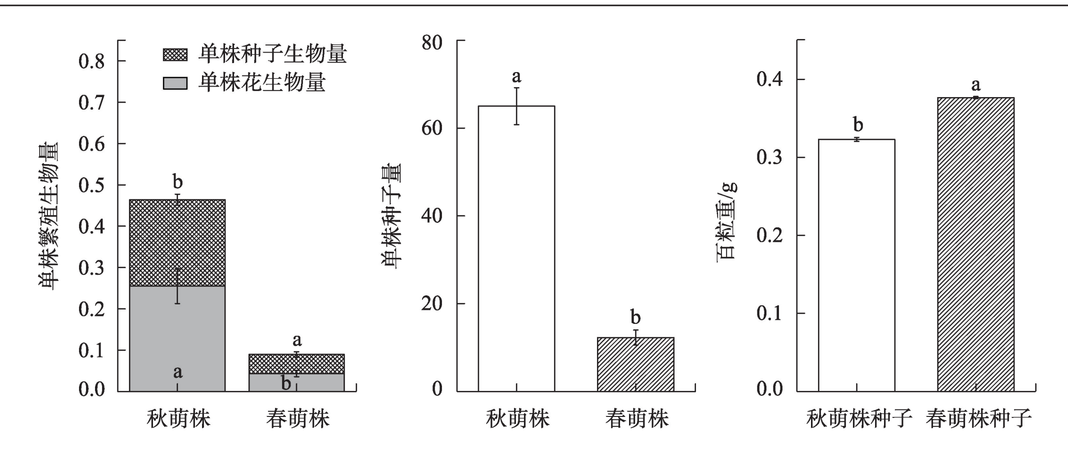
图3 不同生长阶段春/秋萌株叶片过氧化氢和丙二醛含量的变化

Fig. 3 Changes of hydrogen peroxide and malondialdehyde content in leaves of spring/autumn germinated plants at different growth stages

表2 春/秋萌株隶属值及抗性评价

Tab. 2 Membership value and resistance evaluation of spring/autumn germinated plants

	可溶性糖	可溶性蛋白	脯氨酸	POD	SOD	CAT	MDA	H_2O_2	合计	均值
秋萌株	0.2709	0.3436	0.2988	0.4008	0.2919	0.7013	0.3472	0.4231	3.0776	0.3847
春萌株	0.1892	0.4079	0.0817	0.1594	0.4945	0.4568	0.1707	0.1765	2.1367	0.2671



注:不同小写字母分别表示春/秋萌单株种子数及种子百粒重差异显著(P<0.05)。

图4 春/秋萌单株生物量分配、单株种子数及百粒重

Fig. 4 Biomass allocation, seed number and 100-seed weight of per plant of spring/autumn germinated plants

高于春萌株。

2.3 单株植株繁殖生物量、单株种子数及种子百粒重

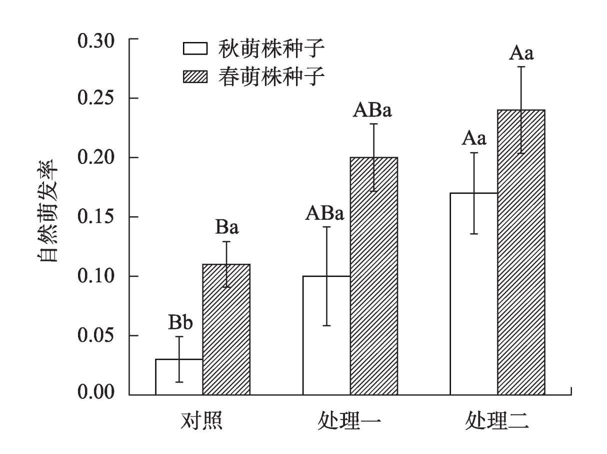
尖喙牻牛儿苗秋萌株单株繁殖生物量及种子数量显著高于春萌株(图4),单株秋萌株种子数量超过60粒,而单株春萌株种子量在20粒左右。虽然,春/秋萌株单株繁殖生物量差异显著,秋萌株单株繁殖生物量显著高于春萌株,但在繁殖分配上春/秋萌株较为相近,分别为52.7%和48.7%。此外,春萌株种子百粒重显著大于秋萌株种子百粒重(图4)。

2.4 春/秋萌株种子在不同处理下的萌发率和百粒重

持续的高低温胁迫处理能显著提高尖喙牻牛儿苗种子的自然萌发率;对照组中,春萌株种子自然萌发率显著高于秋萌株,但经处理后,二者萌发率没有显著差异(图5)。此外,在划破种皮打破物理休眠后,无论对照组还是不同处理组,春/秋萌株种子萌发率都可达90%以上,不同处理对种子百粒重没有显著影响。

2.5 春/秋萌株种子生理生化指标

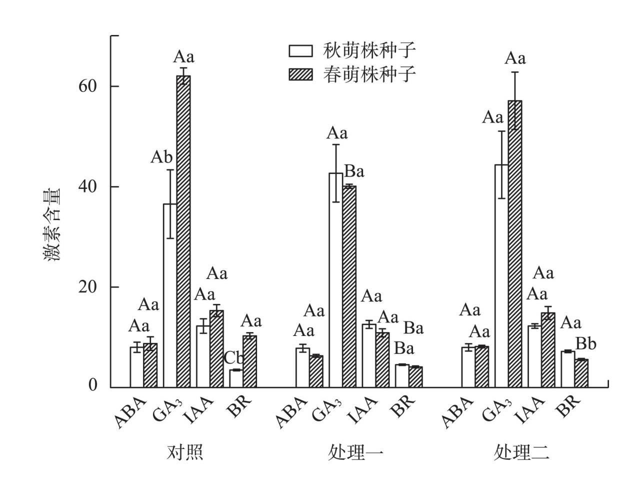
对尖喙牻牛儿苗种子激素的检测发现,BR对温度处理更为敏感,且春萌株和秋萌株种子中BR含量存在显著差异(图6)。对种子内含物的检测得出,高低温处理显著增加了种子内含物的含量,其



注:不同大写字母分别表示不同处理春/秋萌株种子自然萌发率差异显著(P<0.05);不同小写字母分别表示相同处理下春萌株种子和秋萌株种子自然萌发率差异显著(P<0.05)。

图5 尖喙牻牛儿苗春/秋萌株种子在不同处理下的自然萌发率

Fig. 5 Natural germination rate of *Erodium oxyrrhynchum* spring/autumn germinated plants' seeds under different treatments



注:不同大写字母分别表示不同处理春/秋萌株种子激素含量差异显著(P<0.05);不同小写字母分别表示相同处理下春萌种子和秋萌种子激素含量差异显著(P<0.05);激素含量单位:ABA/($ng \cdot g^{-1}$);GA_3/($ng \cdot g^{-1}$);IAA/($ng \cdot g^{-1}$);BR/($\mu g \cdot g^{-1}$)。

图6 春/秋萌株种子4种激素含量在不同处理下的变化

Fig. 6 Changes of four hormones contents in spring/autumn germinated plants' seed under different treatments

中粗脂肪含量在先高温后低温的处理中呈持续增长趋势，而其余3个指标呈先增加到一定值后趋于平缓。此外，秋萌株种子的淀粉含量显著高于春萌株种子，而可溶性糖含量低于春萌株种子(图7)。高低温胁迫刺激了尖喙牻牛儿苗种子中SOD、POD及CAT 3种抗氧化物酶的产生，随抗氧化酶活性的增强，丙二醛及过氧化氢含量不断下降；此外，春萌株种子的SOD活性显著高于秋萌株种子(图8)。

2.6　春/秋萌株种子各项指标间的相关性分析

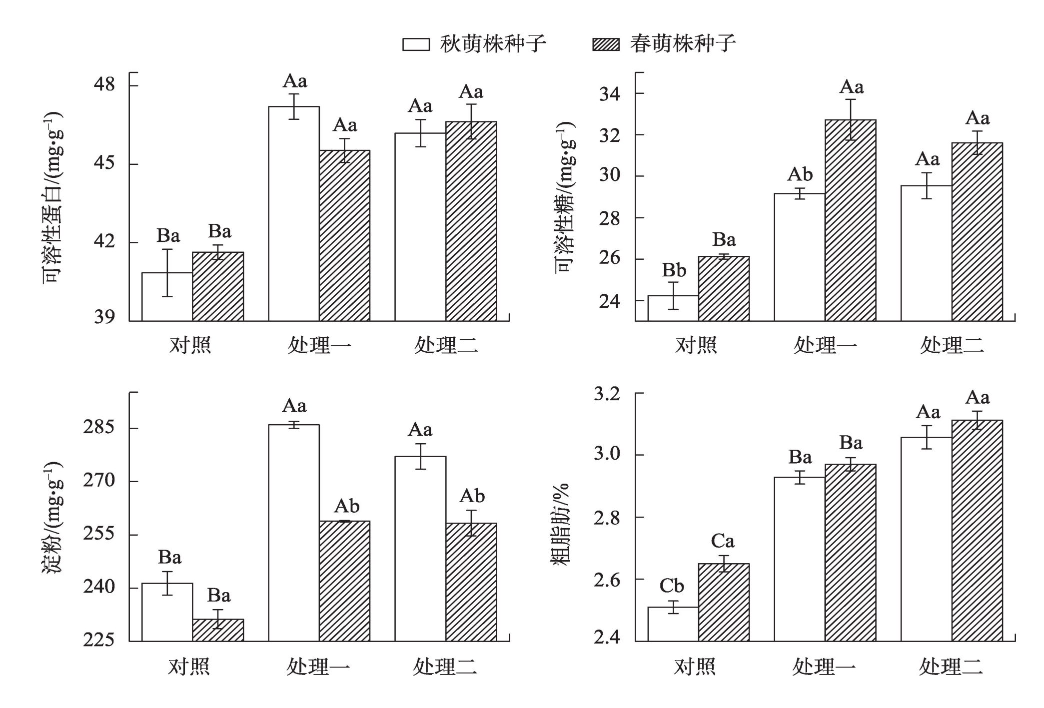
为了更清晰地反映尖喙牻牛儿苗春/秋萌株种子受持续高低温胁迫下，各项生理生化指标的相互关系及影响情况，利用相关性热图对各项指标的变化量进行可视化处理(图9)。由图9可知，尖喙牻牛儿苗春/秋萌植株种子在高低温胁迫下的激素含量、内含物含量及抗氧化酶生理指标间具有相关性，其中内含物与抗氧化酶体系呈显著正相关关系(4种内含物与3种抗氧化酶相关系数范围：0.70576~0.96683，$P<0.01$)。此外，秋萌株种子BR含量与抗氧化酶活性呈显著正相关关系(相关系数：POD为0.88562，SOD为0.86269，CAT为0.27144，$P<0.01$)，春萌株种子的BR含量与抗氧化酶活性呈显著负相关(相关系数：POD为−0.8396，SOD为−0.94857，CAT为−0.9355；$P<0.01$)。

2.7　春/秋萌株种子的性状网络分析

基于尖喙牻牛儿苗春/秋萌株种子的15项指标的测定和相关性分析，构建了种子性状网络(图10)。以性状作为节点，以两两指标间关系作为网络的边，构建种子性状网络，将复杂的关系网可视化。持续的高低温胁迫对尖喙牻牛儿苗种子网络复杂性产生影响，其中经过持续低温胁迫后降低了指标间的相关性。此外，春萌株种子网络复杂程度高于秋萌株种子，可反映出在胁迫环境下春萌株种子各项生理生化指标间的相关性更强。

3　讨 论

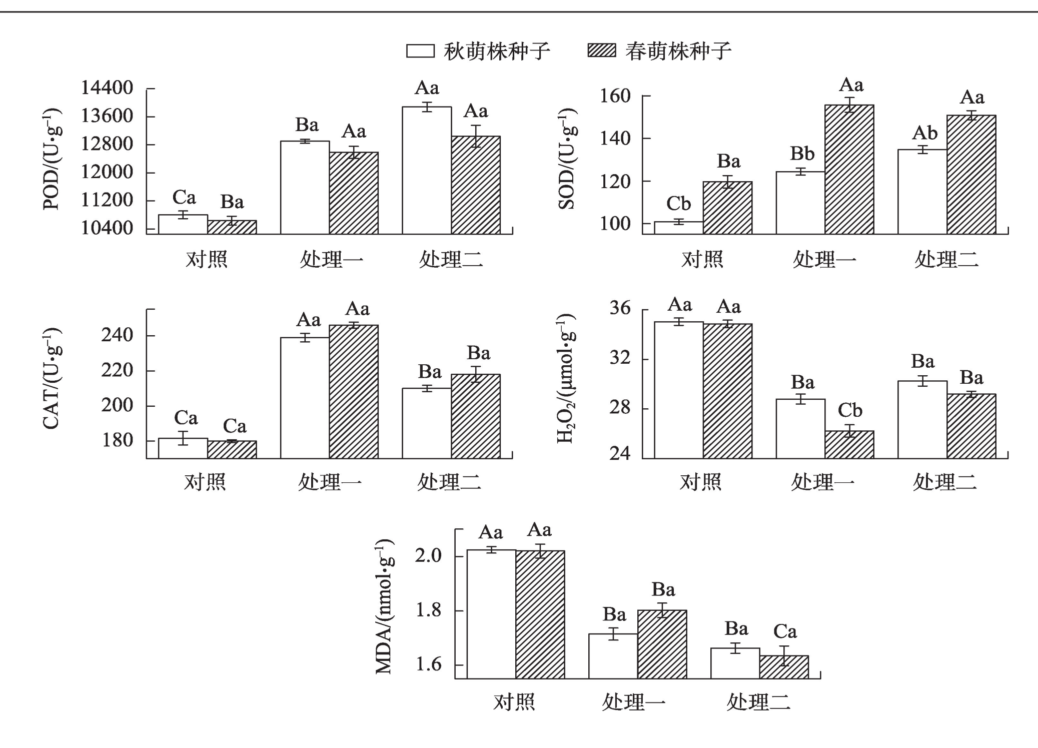
植物表型可塑性与环境的联系是非常密切的，植物适应异质生境最有效方法是调整自身的性状，而植物性状的形成也是多种环境因子共同作用的结果[20]。本研究中，尖喙牻牛儿苗春/秋萌株的异质生境是由其种子萌发时间差异导致的，春/秋萌株及种子对不同环境也表现出不同的生理响应，体现了尖喙牻牛儿苗适应古尔班通古特沙漠环境的特殊生存策略。



注：不同大写字母分别表示不同处理春/秋萌株种子内含物含量差异显著($P<0.05$)；
不同小写字母分别表示相同处理下春萌种子和秋萌种子内含物含量差异显著($P<0.05$)。

图7　春/秋萌株种子四种内含物含量在不同处理下的变化

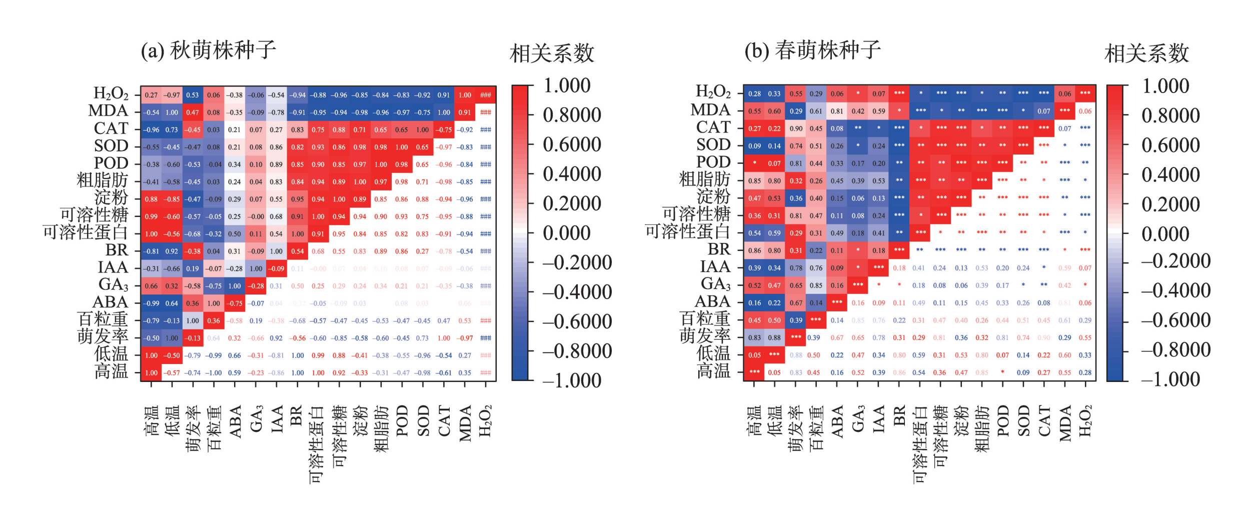
Fig. 7　Changes of the contents of four inclusions in seeds of spring/autumn germinated plants under different treatments



注：不同大写字母分别表示不同处理春/秋萌株种子生理指标含量差异显著($P<0.05$)；不同小写字母分别表示相同处理下春萌种子和秋萌种子生理指标含量含量差异显著($P<0.05$)。

图8　春/秋萌株种子生理指标含量在不同处理下的变化

Fig. 8　Changes of seed physiological indexes of spring/autumn germinated plants under different treatments

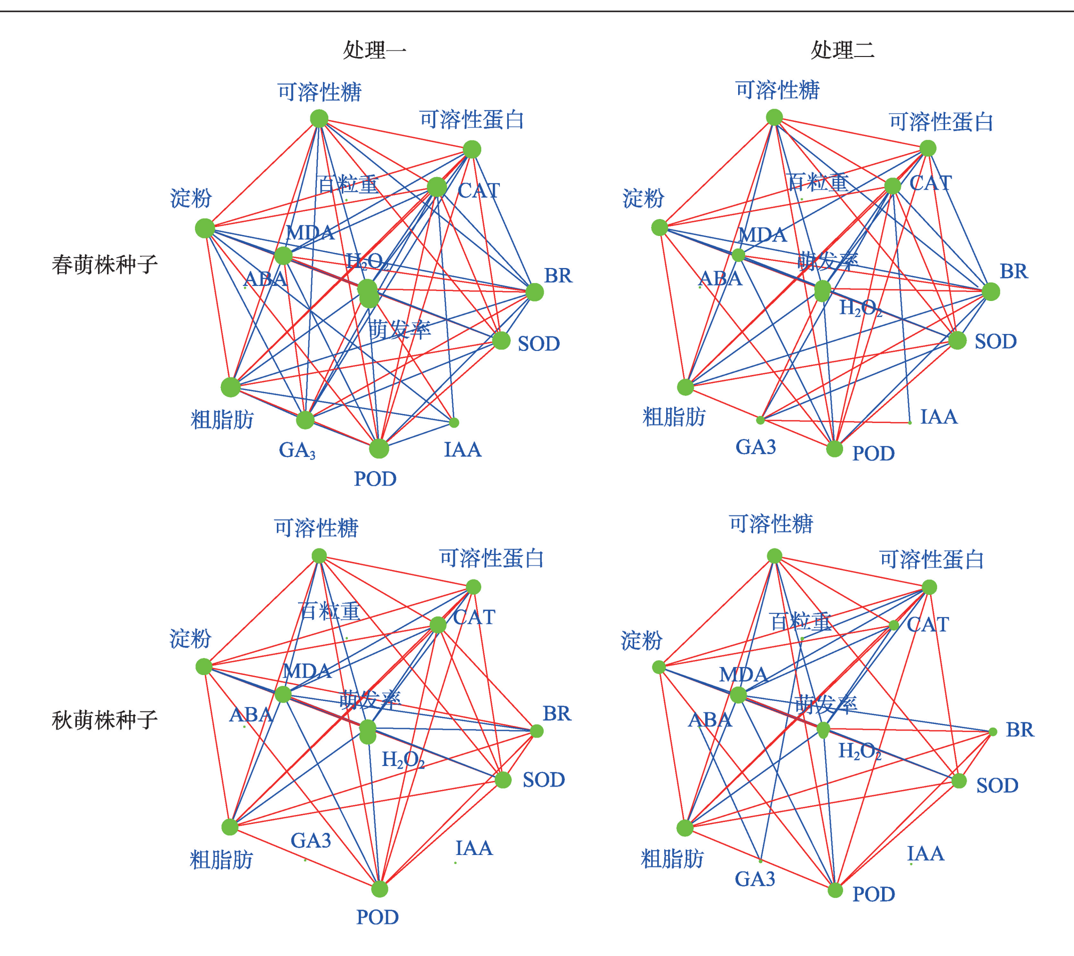


注：图中颜色接近红色表示呈正相关；颜色接近蓝色表示呈负相关；且颜色越深相关性越强；***表示在$P<0.001$水平上显著；**表示在$P<0.01$水平上显著；*表示在$P<0.05$水平上显著。

图9　春/秋萌株种子各项指标间的相关性热图

Fig. 9　Heat map of correlation between indexes of seed of spring/autumn germinated plants

植物对逆境的抗性可通过其生理生化指标来反应，其中，渗透调节物脯氨酸和可溶性糖含量通常被认为与植物的抗性呈正相关关系，其含量越高，细胞失水的可能性越小，植物存活率就越大，从而增强植物对不适环境的适应能力[21]。许春华等[22]在研究2种十字花科短命植物的抗旱性时发现，随干旱胁迫程度的增加，植物叶片中脯氨酸和可溶性糖含量呈大幅增加趋势，而可溶性蛋白含量在胁迫前后变化不显著，说明在逆境中，植物主要通过积累可溶性糖和脯氨酸来保持细胞膨压，有效抵御伤害。本研究中，尖喙牻牛儿苗秋萌株脯氨酸和可溶性糖含量在入冬积雪前，即气温开始急剧下降时得



注:绿色圆点代表测定的各项指标,圆圈越大表明与该指标衔接的指标越多,红线连接表明相连指标间呈正相关,蓝色呈负相关,连接线越粗表明其相关性越强。

图10 春/秋萌植株种子性状网络关系

Fig. 10 Plant traits network diagram of seeds of spring/autumn germinated plants

到显著提高,而可溶性蛋白含量则呈急剧下降趋势(图1);开春后,春/秋萌株不同生长阶段的脯氨酸和可溶性糖含量变化范围接近,处于较低水平且浮动较小(图1);而入春时的秋萌株可溶性蛋白含量与积雪前相比呈显著增加,在之后的生长阶段与春萌株的可溶性蛋白含量变化范围相近,表现出不规则的增减现象(图1)。因此,冬季尖喙牻牛儿苗秋萌株通过脯氨酸和可溶性糖的积累来抵御胁迫伤害;入春后的4月到5月底的时间段春/秋萌株体内脯氨酸和可溶性糖含量较低,说明其面临的环境胁迫较小。

植物在遭遇胁迫时会产生大量的ROS,从而引发或加剧细胞膜脂过氧化,为避免或减轻伤害,会形成相应的酶促保护系统,增强自身适应逆境的能力[8,23]。本研究中,秋萌株的MDA和H_2O_2含量在积雪前急剧增加(图2),说明随胁迫的不断增强,膜脂过氧化作用加强。SOD、POD和CAT作为非常重要的抗氧化酶,协同作用可将植物体内的ROS稳定在一个较低的范围内,避免细胞损伤,与植物抗逆性密切相关[24]。而在秋萌株的生长发育过程中,POD及CAT活性保持在较高水平,SOD活性较低(图2),这也可能是植物适应胁迫环境所表现的一种响应策略,当一些代谢过程被抑制时,可能会使另外的代谢途径得到增强[23]。在尖喙牻牛儿苗春/秋萌株生活史中,春萌株的SOD活性高于秋萌株,秋萌POD活性高于春萌株,春/秋萌株CAT活性都维持较高水平,说明在胁迫环境中,春萌株主要依靠SOD和CAT清理ROS产生的毒害,秋萌株主要依靠POD和CAT清理毒害。

植物的抗逆性是一个复杂的过程,受很多因素的影响;此外,也受各指标之间的相互作用影响,因此,当植物受诸多因素影响无法准确对其评价,且

每一个独立的指标都难以反映植物胁迫耐受性的本质时，可使用模糊隶属函数法，这是目前应用比较广泛的抗逆性综合评定方法[25-26]。本研究使用模糊隶属函数对尖喙牻牛儿苗春/秋萌株各自完整生活周期的抗逆性指标加以综合评价，比较它们的抗性强弱，结果表明尖喙牻牛儿苗秋萌株抗性大于春萌株。而春/秋萌株间各项生理指标及抗性间的差异，可能是由秋萌株生活史更长，所经历的胁迫更为复杂所导致。

种子大小是植物生活史中关键且相对稳定的特征，受遗传和环境双重影响，是对所处环境的一种适应，与种子散布、幼苗竞争力等密切相关[27]。在本研究中，春萌株趋向产生质量大而数量少的种子，秋萌株趋向产生数量多而质量小的种子，这可能与植株个体相关。研究发现，一次性结实植物的种子产量与植株个体大小呈正相关，即植株个体越大种子产量越高[26]。前人研究也证明秋季萌发的尖喙牻牛儿苗植株个体生物量远远大于春季萌发的，并且秋季萌发的植株单株种子数量比春季萌发的高几倍到十几倍[17-18]。此外，还有研究发现，在干旱地区较大的温差更有利于具有物理休眠的种子的萌发，表明种子物理休眠的解除也跟环境变化相关[28]。在本研究中具有物理休眠特性的尖喙牻牛儿苗种子[18]经过持续高低温胁迫处理后，其萌发率得到显著提升，说明变化的温度对种子打破其休眠有一定的促进作用。

对尖喙牻牛儿苗种子生理的研究表明，种子的各项生理指标间存在一定的相关性，且春/秋萌植株种子对环境变化的响应存在差异。其中，在持续高低温胁迫下可溶性糖等内含物与SOD等抗氧化酶活性呈显著正相关（图9），这可能是尖喙牻牛儿苗种子在胁迫下迅速调节自身代谢，为了清除ROS维持细胞膜渗透压的平衡，减少对细胞的损伤，从而能更有效地抵御胁迫。与此同时，春萌株种子的BR含量与抗氧化酶呈负相关关系，而秋萌株种子中的BR含量与抗氧化酶呈显著正相关（图9）。研究表明，在一定范围内，随BR浓度的增加可提高植物的抗性[29]，但低浓度BR可以使ROS短暂的增加，从而刺激细胞抗氧化酶体系；而高浓度的BR会导致ROS的积累，产生级联反应而刺激ABA的合成，使植物抗性提高[30]。本研究中，春萌种子BR含量在胁迫前处于高浓度（图6），促使ROS的积累，而胁迫后，春萌种子中BR含量急剧下降至低浓度（图6），使ROS进一步积累。因此，春萌种子中BR含量与抗氧化酶体系呈现负相关关系。

相对于小种子，大种子具有更好的抗逆能力[27,31]，而抗逆能力需要从不同方面综合考量。在本研究中，对已测定的种子各项指标先进行Pearson相关分析构建相关系数矩阵，后利用R语言将这种关系拓扑可视化，形成种子性状网络，将复杂的关系绘成可视化的网络图。通过种子性状网络图可以看出，在持续胁迫环境下，春萌株种子生理生化指标网络复杂程度显著高于秋萌株种子，这说明春萌株的种子可能具有更强的内稳态性，在胁迫环境下更有利于生存。

4 结 论

本研究以古尔班通古特沙漠常见种、具有春/秋萌现象的尖喙牻牛儿苗为材料，通过分析其亲代植株及子代种子的生物学和生理生化特性，主要得出如下结论：

（1）亲代植株：越冬的秋萌植株经历了更为复杂的胁迫锻炼，刺激其产生更多的抗氧化酶POD和CAT及渗透调节物脯氨酸和可溶性糖。这些生理生化指标在抗环境胁迫，尤其是抗低温胁迫过程中发挥了重要作用，增强了秋萌植株清除活性氧毒害与抗氧化的能力，并抑制了丙二醛的产生，维持了渗透平衡，表现出更强的生理抗性。而在更为适宜环境下萌发生长的春萌植株，其经历的胁迫刺激较轻，抗氧化酶及渗透调节物整体含量较低，生理抗性较弱。

（2）子代种子：春萌植株趋向产生质量大而数量少的种子，秋萌植株则趋向产生数量多而质量小的种子；持续高低温胁迫有利于打破休眠，促进尖喙牻牛儿苗种子的萌发；模拟野外夏季和冬季的持续变温处理对种子的各项生理生化指标产生较为显著的影响；基于种子15项生理指标的性状网络关系分析表明，春萌植株种子性状网络复杂性及整体稳定性高于秋萌植株种子。

（3）具有更宽生态幅的秋萌植株趋向产生数量多而质量小的种子，进而使子代具有更多的遗传多样性，但秋萌株产生的小种子所含能量少且稳定性

较差,故而对幼苗的建成可能通过其他途径,如遗传其亲代的"胁迫记忆"等;春萌植株对环境胁迫抗性较弱,趋向产生数量少而质量大的种子,其含有更多的能量,有助于幼苗在胁迫环境下的建成。这种灵活的适应策略体现了尖喙牻牛儿苗的表型可塑性及春/秋萌株间不同的生存繁殖策略。

参考文献(References):

[1] Qiu Y, Liu T, Zhang C, et al. Mapping spring ephemeral plants in northern Xinjiang, China[J]. Sustainability, 2018, 10(3): 804.

[2] 袁素芬, 唐海萍, 张宏锋. 短命植物层群落年内变化与水热条件的关系[J]. 干旱区研究, 2015, 32(5): 941-946. [Yuan Sufen, Tang Haiping, Zhang Hongfeng. On the relationships between intra-annual variation of ephemeral synusia and hydrothermal conditions[J]. Arid Zone Research, 2015, 32(5): 941-946.]

[3] 郑欣颖, 薛立. 入侵植物三叶鬼针草与近缘本地种金盏银盘的可塑性研究进展[J]. 生态学杂志, 2018, 37(2): 580-587. [Zheng Xinyin, Xue Li. Research progress about phenotypic plasticity of exotic invasive species *Bidens pilosa* and a congeneic native species *B. biternate*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2018, 37(2): 580-587.]

[4] Kathleen D. Completing the cycle: Maternal effects as the missing link in plant life histories[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences, 2009, 364: 1059-1074.

[5] 周志琼, 马永红. 母体干旱环境效应及种子成熟时间对白花鬼针草种子大小、萌发与出苗的影响[J/OL].应用与环境生物学报: 1-14[2022-08-24].http: //kns.cnki.net/kcms/detail/51.1482.Q.20210913.1901.018.html. [Zhou Zhiqiong, Ma Yonghong. Maternal environmental effects of drought and seed maturing time on the seed size, germination and seedling emergence[J/OL]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 1-14. [2022-08-24]. http://kns.cnki.net/kcms/detail/51.1482. Q.20210913.1901.018.html.]

[6] Slate M L, Rosenstiel T N, Eppley S M. Sex-specific morphological and physiological differences in the moss *Ceratodon purpureus* (Dicranales)[J]. Annals of Botany, 2017, 120(5): 845-854.

[7] 孙园园. 准噶尔荒漠植物幼苗定居的抗旱适应特性研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2015. [Suan Yuanyuan. Drought Adaptation Characteristics of Plant Seedling Establishment in Junggar Desert [D]. Shihezi: Shihezi University, 2015.]

[8] 石新建. 荒漠植物花花柴对逆境胁迫的生理生化响应[D]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2015. [Shi Xinjian. The Physiological and Biochemical Responses of Multiple Stress on Desert Plant Karelinia caspia Less Bieb[D]. Alar: Tarim University, 2015.]

[9] 王芳, 王淇, 赵曦阳. 低温胁迫下植物的表型及生理响应机制研究进展[J]. 分子植物育种, 2019, 17(15): 5144-5153. [Wang Fang, Wang Qi, Zhao Xiyang. Research progress of phenotype and physiological response mechanism of plants under low temperature stress[J]. Molecular Plant Breeding, 2019, 17(15): 5144-5153.]

[10] 徐亮, 包维楷, 何永华. 种子贮藏物质变化及其贮藏生理[J]. 种子, 2003(5): 61-64. [Xu Liang, Bao Weikai, He Yonghua. Changes of seed storage substances and their storage physiology[J]. Seed, 2003(5): 61-64.]

[11] Ali A, Liu Y M, Rongrong D, et al. The physiological and molecular mechanism of brassinosteroid in response to stress: A review [J]. Biological Research, 2018, 51(1): 46

[12] Chen Y F, Zhang L W, Liu H L, et al. Rapid dormancy identification of 28 ephemeral plants of the Gurbantunggut Desert[J]. Seed Science and Technology, 2019, 47(2): 145-153.

[13] Mamut J, Zhang C Y, Tan D Y, et al. Versatility in the timing of seed germination of the cold desert herbaceous perennial *Leontice incerta*(Berberidaceae) [J]. Seed Science Research, 2020, 30(1): 37-44.

[14] 张玉林, 尹本丰, 陶冶, 等. 冻融过程对荒漠短命植物种子萌发的影响[J]. 生态学杂志, 2021, 40(2): 301-312. [Zhang Yulin, Yin Benfeng, Tao Ye, et al. Effects of freezing and thawing cycle on seed germination of desert ephemeral plants[J]. Chinese Journal of Ecology, 2021, 40(2): 301-312.]

[15] Chen Y F, Cao Q M, Li D X, et al. Effects of temperature and light on seed germination of ephemeral plants in the Gurbantunggut Desert, China: Implications for vegetation restoration[J]. Journal of Arid Land, 2019, 11(6): 916-927.

[16] Chen Y F, Shi X, Zhang L W, et al. Effects of increased precipitation on the life history of spring-and autumn-germinated plants of the cold desert annual *Erodium oxyrhynchum* (Geraniaceae) [J]. AoB Plants, 2019, 11(2): plz004.

[17] 张涛, 孙羽, 田长彦, 等. 两种短命植物春萌秋萌个体生态生物学特征比较[J]. 植物生态学报, 2007, 31(6): 1174-1180. [Zhang Tao, Sun Yu, Tian Changyan, et al. Ecological and biological differences between spring and autumn plants of two desert ephemerals[J]. Journal of Plant Ecology, 2007, 31(6): 1174-1180.]

[18] 李得新, 张道远, 张刘伟, 等. 短命植物尖喙牻牛儿苗春萌和秋萌植株种子生物学特性研究[J]. 干旱区研究, 2020, 37(6): 1562-1568. [Li Dexin, Zhang Daoyuan, Zhang Liuwei, et al. Studies on seed biological characteristics of spring-emergence and autumn-emergence seedlings of *Erodium oxyrrhynchum*[J]. Arid Zone Research, 2020, 37(6): 1562-1568.]

[19] 肖家欣, 刘志文, 罗充, 等. 植物生理学实验[M]. 合肥: 安徽人民出版社, 2010. [Xiao Jiaxin, Liu Zhiwen, Luo Chong, et al. Experiments of Plant Physiology[M]. Hefei: Anhui People's Publishing House, 2010.]

[20] 宋玉, 张玥, 周瑞莲. 春季和夏季白三叶叶片对变温处理的生理响应差异分析[J]. 鲁东大学学报(自然科学版), 2018, 34(4): 314-320. [Song Yu, Zhang Yue, Zhou Ruilian. Differential physiological response to temperature changes between spring leaves and summer leaves of *Trifolium repens*[J]. Journal of Ludong Uni-

versity(Natural Science Edition), 2018, 34(4): 314-320.]

[21] Lawlor D W. Genetic engineering to improve plant performance under drought: physiological evaluation of achievements, limitations, and possibilities[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(1): 83-108.

[22] 许春华, 陈全家, 郭忠军, 等. 两种十字花科短命植物抗旱性分析及其指标研究[J]. 新疆农业大学学报, 2012, 35(2): 107-111. [Xu Chunhua, Chen Quanjia, Guo Zhongjun, et al. A study on the drought-resistant analysis and the indexes of two cruciferous ephemeral plants[J]. Journal of Xinjiang Agricultural University, 2012, 35(2): 107-111.]

[23] 夏军, 时晓娟, 郝先哲, 等. 低温对不同基因型棉种萌发过程中酶活性及激素含量的影响[J]. 植物生理学报, 2019, 55(9): 1291-1305. [Xia Jun, Shi Xiaojun, Hao Xianzhe, et al. Effects of low temperature on enzyme activity and hormone content in germination of different genotypes of cotton seeds[J]. Plant Physiology Journal, 2019, 55(9): 1291-1305.]

[24] Katuwal K B, Schwartz B. Jespersen D. Desiccation avoidance and drought tolerance strategies in bermudagrasses[J]. Environmental and Experimental Botany, 2020, 171(C): 103947.

[25] 毛琪, 晏兴珠, 王仕玉, 等. 30份藜麦资源的穗发芽抗性评价[J]. 种子, 2021, 40(10): 62-66, 73, 2. [Mao Qi, Yan Xingzhu, Wang Shiyu, et al. Evaluation of panicle germination resistance of 30 quinoa resources[J]. Seed, 2021, 40(10): 62-66, 73, 2.]

[26] 金杭霞, 郭丹丹, 杨清华, 等. 利用模糊隶属函数法综合评价大豆萌发期耐盐性[J]. 分子植物育种, 2021, 19(24): 8265-8271. [Jin Hangxia, Guo Dandan, Yang Qinghua, et al. Comprehensive evaluation of salt tolerance in soybean germination period by fuzzy subordinate function method[J]. Molecular Plant Breeding, 2021, 19(24): 8265-8271.]

[27] Moles A T, Westoby M, Eriksson O. Seed size and plant strategy across the whole life cycle[J]. Oikos, 2006, 113(1): 91-105.

[28] Renzi J P, Duchoslav M, Brus J, et al. Physical dormancy release in *Medicago truncatula* seeds is related to environmental variations [J]. Plants-Basel, 2020, 9(4): 503. doi: 10.3390/plants9040503.

[29] Bajguz A, Hayat S. Effects of brassinosteroids on the plant responses to environmental stresses[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2008, 47(1): 1-8.

[30] Sadura I, Janeczko A. Physiological and molecular mechanisms of brassinosteroid-induced tolerance to high and low temperature in plants[J]. Biologia Plantarum, 2018, 62(4): 601-616.

[31] Fenner M, Thompson K. The Ecology of Seeds[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2005: 1-31.

Physiological and biochemical characteristics of *Erodium oxyrrhynchum* spring/autumn-germinated plants and seeds

Kawushaer KUDUSI[1,2], LIU Huiliang[1,3], ZHANG Lan[1,2],
Dilixiadanmu TASHENMAIMAITI[1,2]

(1. State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, Xinjiang, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Yili Botanical Garden, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Xinyuan 835800, Xinjiang, China)

Abstract: *Erodium oxyrrhynchum* is a dominant hygroscopic plant in Gbandonggut Desert, which can be germinated in different seasons. In this research, the biological, physiological, and biochemical characteristics of its parent plants and seeds were analyzed, and the phenotypic plasticity and reproductive strategy differences of hygroscopic seedlings were investigated. Results showed that (1) autumn-germinated plants of *E. oxyrrhynchum* can resist stress injury by accumulating proline and soluble sugar in winter. (2) In the stress environment, spring-germinated plants were primarily dependent on SOD and CAT to clean up the toxicity caused by ROS, whereas autumn-germinated plants were primarily dependent on POD and CAT to clean up the toxicity. (3) The comprehensive evaluation of resistance showed that the resistance of autumn-germinated plants was higher than that of spring-germinated plants. (4) The number of seeds per autumn-germinated plant was over 60, and the 100−seed weight was 0.323 ± 0.0026 g. The number of seeds per spring-germinated plant was approximately 20, and the 100−seed weight was 0.376 ± 0.0014 g. (5) Correlation analysis of various indexes of seeds of spring/autumn-germinated plants showed that under high and low-temperature stress, the content of the four kinds of seed included in this study was significantly and positively correlated with the antioxidant enzyme system. In addition, the BR content of seeds of spring-germinated plants was significantly and negatively correlated with three antioxidant enzymes, whereas the BR content of seeds of autumn-germinated plants was significantly and positively correlated with the antioxidant enzyme system. (6) Analysis of the seed character network showed that continuous high and low-temperature stress affected the complexity of the seed network of *E. oxyrrhynchum*, and the complexity of the seed network of spring-germinated plants was higher than that of autumn-germinated plants. Under stress, the physiological and biochemical indexes of the seeds of spring-germinated plants were strongly correlated. In general, autumn-germinated plants of *E. oxyrrhynchum* had stronger resistance, and they tended to produce more and smaller seeds. Therefore, the progeny can have more genetic diversity, and it can improve the adaptability of the species to the environment. Spring-germinated plants were less resistant, and they produced fewer seeds with high quality and stability, which could improve seedling establishment under stress.

Keywords: *Erodium oxyrrhynchum*; germination in different time; physiological and biochemical characteristics; resistance; phenotype plasticity; reproductive strategy